Institut royal des Sciences naturelles de Belgique

BULLETIN

Tome XXXVI, n° 49
Bruxelles, décembre 1960.

Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

MEDEDELINGEN

Deel XXXVI, nr 49
Brussel, december 1960.

SUR LA MORPHOGENESE ET LE REMPLACEMENT DES MOLAIRES CHEZ L'ELEPHANT D'AFRIQUE (LOXODONTA),

par Rudolf VERHEYEN (Bruxelles).

INTRODUCTION.

Après une étude approfondie de la dentition des Eléphants, R. ANTHONY et M. FRIANT (1941) ont tracé dans les grandes lignes l'évolution de l'appareil dentaire chez les *Proboscidea*. Attendu que notre étude se limite aux Eléphants récents d'Afrique, nous ne retenons de ce travail remarquable que la formule dentaire de ces Pachydermes proposée par ces auteurs. Pour plus de clarté, nous avons adopté les symboles recommandés par F. FRADE (1955) pour désigner les 6 molaires se succédant dans chaque moitié de mâchoire, soit :

m 2, m 3, m 4, M 1, M 2, M 3.

Les formules dentaires des Eléphants récents d'Afrique se présentent alors comme suit :

formule quantitative :

$$\frac{2\,I.\ 0C.\ 3 \text{ ou } 4\,m.\ 3\,M.}{0\,I.\ 0C.\ 3 \text{ ou } 4\,m.\ 3\,M.}$$

formule qualitative :

$$\frac{(I^1).\ I^2.\ I^3;\ 0C;\ (m^1).\ m^2.\ m^3.\ m^4;\ M^1.\ M^2.\ M^3.}{(I_1).\ 0I_2.\ 0I_3;\ 0C;\ (m_1).\ m_2.\ m_3.\ m_4;\ M_1.\ M_2.\ M_3.}$$

D'après M. WEBER (1928), R. ANTHONY et M. FRIANT (1941), la dentition de l'Eléphant adulte est réduite aux éléments appartenant à la première série, dite dentition de lait. Suite à la disparition des éléments de la seconde série, l'éruption des molaires se fait suivant un ordre régulièrement successif d'avant en arrière, alors que la goutttière alvéolaire de chaque moitié de mâchoire n'est occupée que par une seule molaire complète ou par des parties de deux molaires; ceci résultant de l'accroissement considérable en longueur des éléments de la dentition déciduale.

C'est un lieu commun de rappeler ici que chez les Mammifères, le remplacement des dents s'effectue suivant la verticale, c'est-à-dire qu'une dent est rejetée et remplacée par une autre qui s'était déjà formée juste en dessous. De cette façon la dentition de lait fait place à la dentition dite d'adulte. Il est admis que les Eléphants font exception à cette règle, mais puisque les molaires de ces Pachydermes apparaissent successivement par bourgeonnement et suivant l'horizontale, nous sommes d'accord avec R. ANTHONY et M. FRIANT (1941) pour admettre que les molaires des Eléphants appartiennent à la dentition de lait. Tous les auteurs sont unanimes quant au nombre de dents : les Eléphants n'ont que 6 molaires par demi-mâchoire; Fr. DRIAK (1934, p. 257) cependant s'exprime en ces termes : « Ich glaube, den Tatsachen am nächsten zu kommen, wenn ich angebe, dass die Anzahl der Molaren, die dem Elefanten im Gebiss zur Verfügung stehen, endlos ist. »

Chez tous les Mammifères, les dents sont situées dans des alvéoles qui ont une place fixe bien définie dans les mâchoires, sauf chez les *Proboscidea* et les *Sirenia*, où les alvéoles suivent le mouvement d'arrière vers l'avant exécuté par les molaires. Par le procédé de la mastication d'une nourriture généralement assez fibreuse et résistante, la dent s'use suivant deux directions : la molaire devient progressivement moins haute et plus courte. Le raccourcissement est le fruit de l'effritement de la partie antérieure de la dent, phénomène qui est facilité par la structure de la molaire même, composée, comme l'on sait, d'une série de lames transversales parallèlement dressées l'un par rapport à l'autre et orientées plus ou moins perpendiculairement à la surface triturante de la dent. L'effritement et l'éjection des lames usées a pour conséquence que le restant de la molaire peut avancer dans la gouttière alvéolaire et que, de la sorte, un espace libre se crée par derrière, espace dans lequel la dent suivante de la série peut avancer. Une particularité intéressante de la molaire des Eléphants est que les replis d'émail sont dressées transversalement à l'axe longitudinal de la dent, ce qui est en rapport avec le mouvement d'arrière en avant de la mandibule au cours de la mastication.

Chez les *Proboscidea*, la molaire en fonction a une couronne de type allongé, plane et des racines nombreuses. Normalement il n'y a que les sommets de la couronne qui sortent de la gencive. Le pourtour de la couronne consiste en cément. La partie déchaussée de la molaire est de teinte brun-noirâtre alors que la partie de la molaire enfouie dans la gencive est jaune clair.

Quand les molaires ne présentent pas encore de traces d'abrasion, la surface de la couronne est bosselée, mais dès que les tubercules sont entamés par l'usure, une grande surface plane devient apparente sur laquelle les replis d'émail de chaque lame font saillie et forment une figure caractéristique. Ces replis fermés sont remplis de dentine, alors que les lames sont réunies l'une à l'autre par du cément. Chez l'Eléphant d'Afrique *(Loxodonta)*, les figures formées par les replis d'émail ressemblent assez bien à des losanges et la tranche de cément qui sépare les lames entre elles est large mais peu profonde, alors que chez l'Eléphant d'Asie *(Elephas)* ces mêmes replis sont ovalaires de type allongé, et que les intervalles remplis de cément situés entre les lamelles sont étroits et profonds.

Le nombre de replis d'émail concorde avec celui des lames qui composent une molaire. Leur disposition, leur fréquence et leur configuration ont donné lieu à des formules avec lesquelles on a voulu distinguer les 6 molaires taxonomiquement.

Toutefois, pour une même molaire, l'indice de fréquence laminaire n'est pas la même d'après tous les auteurs. En effet chez les *Proboscidea* fossiles, la première et la dernière lame sont souvent courtes; elles sont appelées « talons » et les paléontologues n'ont pas l'habitude d'en tenir compte. Chez *Loxodonta* toutefois, ces « talons » ont pratiquement la même longueur que les autres lames de la série, de sorte qu'ici les « talons » semblent faire défaut. Il se conçoit que cette configuration particulière de la surface triturante de la molaire de l'Eléphant d'Afrique a donné lieu à deux formules laminaires différentes, l'une de W. H. Flower & R. Lydekker (1891) et de M. Weber (1928) soit 3, 6, 7, 7, 8, 10 dans laquelle les « talons » ne sont pas compris (les chiffres se rapportent au nombre de lames présentes dans les molaires suivant leur ordre d'apparition), et l'autre de T. C. S. Morrison-Scott (1947) où les « talons » n'ont pas été omis, soit 5, 8, 9, 9, 10, 12.

Morphogenese.

La morphogenèse de la molaire de l'Eléphant d'Asie (*Elephas maximus* L.) a été étudiée par une pléiade d'auteurs. Quant à celle de la molaire de l'Eléphant d'Afrique, les renseignements recueillis dans la bibliographie sont beaucoup moins nombreux, incomplets, superficiels pour la plupart, de sorte que nous avons été amenés à réexaminer le problème. D'après N. B. Eales (1926), chaque moitié de maxillaire d'un fœtus d'Eléphant d'Afrique comprend une défense de lait et trois molaires également de la première série dentaire, alors que chaque moitié de mandibule est pourvue de 3 molaires déciduales. Les m_2 et m_3 possèdent déjà leur nombre particulier de lames et elles se trouvent logées dans des alvéoles qui sont séparées l'une de l'autre par un septum transversal en tissu conjonctif. La m_4 par contre se trouve encore dans son enveloppe, elle est encore incomplète quant au nombre de lames et n'est pas encore logée dans une alvéole.

Le même auteur fait remarquer que le septum transversal, séparant les alvéoles, est déjà ossifié au moment de la naissance.

Suite à l'absence de cément chez le fœtus, toutes les protubérances (lames) d'une même molaire sont libres, leurs bases exceptées qui sont reliées entre elles là où elles sortent de la plaque dentaire germinative. C'est sur cette dernière que les lames sont apparues par bourgeonnement. Au début, chaque protubérance porte distalement une seule rangée de tubercules; vers le milieu du diamètre transversal, la couronne s'épaissit alors que le tubercule terminal se dédouble; là-dessus les extrémités (couronnes) d'une lame se fusionneront. En partant de ces données, nous expliquerons la morphogenèse, le mouvement, l'usure et le remplacement des molaires des Eléphants d'Afrique, problèmes qui ne furent qu'effleurés par la plupart des auteurs.

Description d'une molaire en croissance.

Lorsqu'on arrache de son alvéole une molaire en croissance (molaire déjà entamée par l'usure dans sa partie antérieure) on constate que là où se montre un début d'abrasion elle est composée d'un certain nombre de lames hautes soudées l'une à l'autre (fig. 1). Vers l'arrière, ces lames deviennent progressivement plus courtes alors que les dernières, très courtes, sont libres. La paroi de la plus petite lamelle creuse est faite d'émail. Dans la dent vivante, la cavité centrale est occupée par la pulpe. Une lame étroite qui porte terminalement une rangée de tubercules, se compose de trois parties nommées respectivement par rapport à la cavité buccale, colonne linguale, colonne labiale et colonne médiane. La dernière seule s'incline légèrement vers l'avant et elle est en outre la plus longue des trois colonnes. Nous attirons l'attention sur la colonne linguale qui reste indépendante de la colonne médiane, sauf à la base. Remarquons encore que la colonne labiale, à ce stade de développement, peut encore manquer. Les deux lames suivantes sont également libres. Leur structure est analogue à celle de la plus petite, mais elles sont déjà bien plus longues. Comme différence, nous notons que les colonnes linguale et labiale sont fusionnées à la médiane jusqu'à la mi-hauteur de celle-ci, qu'elles possèdent une cavité centrale et, qu'à la base, la lame ne présente qu'une seule cavité commune.

Nous remarquons (Pl. I) que la colonne labiale y est fusionnée sur une plus petite longueur avec la partie médiane que ce n'est le cas pour la colonne linguale. Il apparaît en outre que les trois colonnes naissent par bourgeonnement indépendamment l'une de l'autre sur la plaque dentaire basale et que, secondairement, elles se fusionneront à la base, alors que les parois séparant les cavités des 3 colonnes s'en trouveront plus tard graduellement résorbées pour former une seule cavité laminaire.

Comme il a été dit plus haut, les colonnes labiale et linguale de la lame ne portent, terminalement, qu'un seul tubercule, alors que la colonne médiane en porte 5, celui du milieu coiffant une crête dorso-ventrale qui s'étend du sommet jusqu'à la base de la lame. Nous rappelons ici que N. B. Eales (1926) a signalé chez le fœtus le dédoublement de ce tubercule terminal.

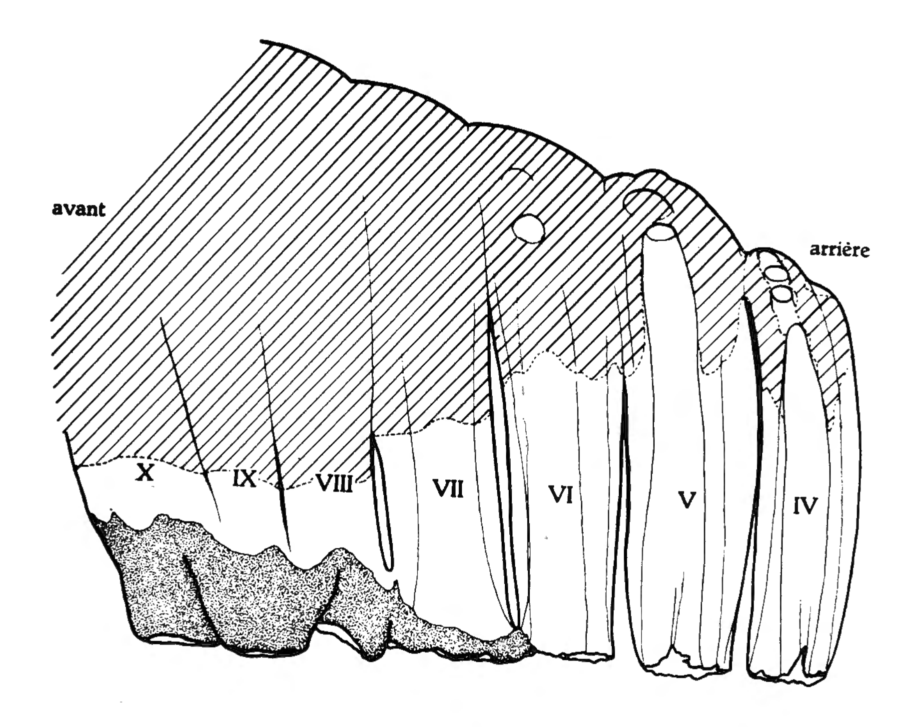


Fig. 1. — Molaire en croissance. Les dernières lames I à III, libres, ne sont pas figurées. Une couche de cément est déposée sur la couronne des lames IV à X. Les lames VII à X se soudent entre elles à la base. Formation progressive des racines.

Chez la plus grande des 3 lames libres, la pulpe a déjà commencé à déposer la dentine sur l'émail limitant la partie supérieure de la cavité laminaire. Une autre particularité intéressante à signaler est qu'une mince couche de cément est déposée sur la couronne des lames, de sorte que l'écart entre les lames s'en trouve diminué ce qui rendra plus facile le fusionnement des lames entre elles au cours de la croissance de celles-ci. Les lames situées encore plus en avant prennent progressivement de la

hauteur et finissent par se souder l'une à l'autre. La pulpe se retirera progressivement de la cavité laminaire en y abandonnant de la dentine. Les colonnes labiale et linguale se trouvent maintenant entièrement fusionnées avec la colonne médiane. A ce stade, les bases de la lame se fusionnent dorso-ventralement avec celles des lames qui précèdent ou qui suivent, et enfin à la partie ventrale de ces bases fusionnées une cavité se crée pour la pulpe commune aux lames adjacentes (fig. 1 et 2). Les lames sont alors complètement soudées l'une à l'autre et nous notons en outre que l'émail passe d'une manière continue d'une base à l'autre (fig. 2).

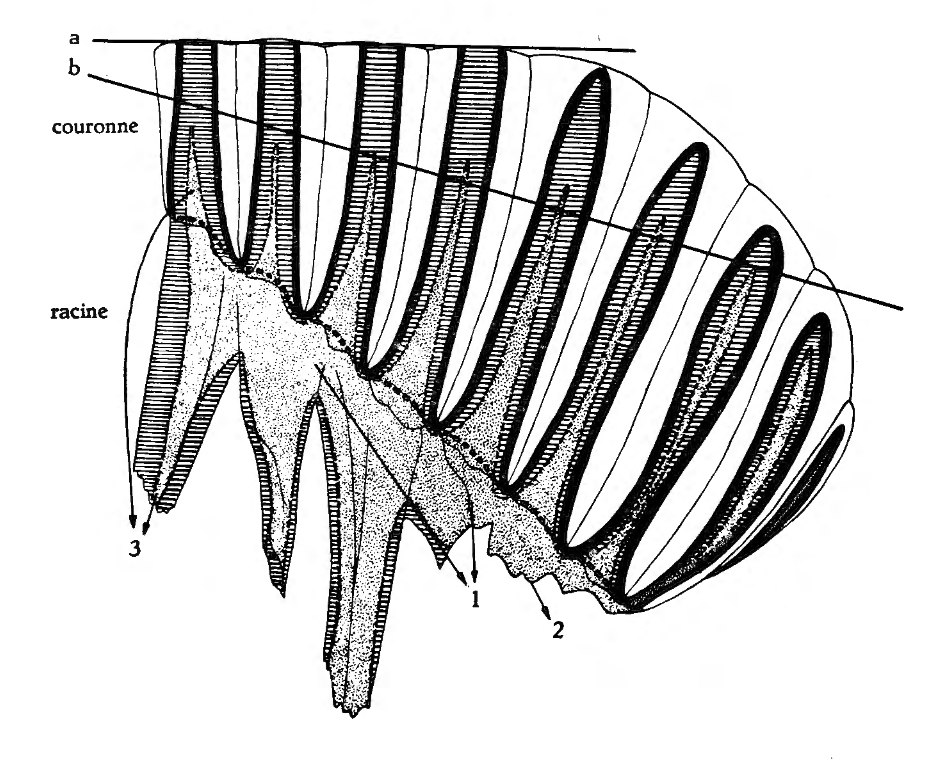


Fig. 2. — Molaire (M^1) composée de 9 lamelles : a) plan d'abrasion; b) coupe horizontale à travers la molaire (cf. planche III); 1. pulpe commune; 2. racines cassées; 3. la pulpe se retire de la première lame. Blanc : cément; noir : émail; trait : dentine; pointillé : pulpe.

La croissance continue des lames fait que la molaire percera la gencive et par conséquent la dent sera dorénavant soumise au processus d'abrasion.

Les molaires situées dans les maxillaires et dans la mandibule frottant l'une sur l'autre, le cément qui recouvre l'émail s'enlèvera progressivement. De cette façon l'émail de la première lame viendra poindre et puisque la dureté de l'émail est plus élevée que celle du cément, on comprend que le bourgeon terminal de la lamelle se trouvera en position surélevée par rapport au cément environnant. Mais par l'abrasion, la couche fine d'émail formant les tubercules et la voûte de la cavité pulpaire primaire disparaîtra pendant que la pulpe se retirera progressivement en formant de la dentine. L'abrasion étendra par la suite son effet sur plusieurs lames et raccourcira les antérieures sans toutefois atteindre la pulpe (Pl. II).

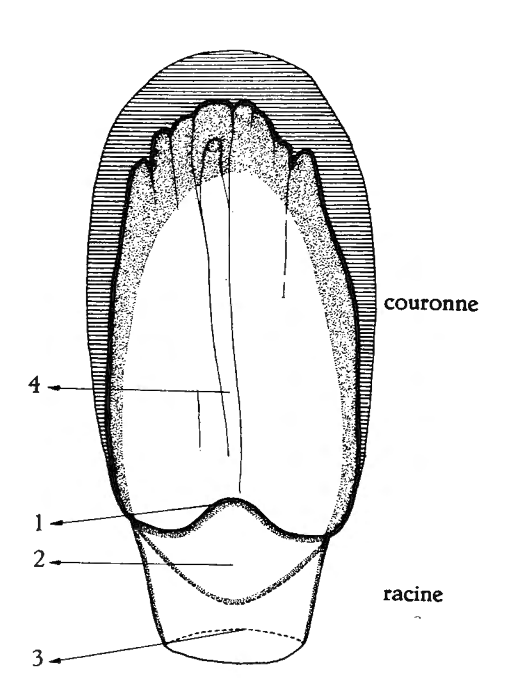


Fig. 3. — Lame complète de molaire (schéma) : 1. base de la lame; 2. cavité pulpaire commune; 3. pulpe de la racine; 4. pulpe dans la lame. Noir : émail; blanc : pulpe; pointillé : dentine; trait : cément.

Le développement de la racine a lieu quand la pulpe, en se retirant, forme de la dentine en abondance. Au fur et à mesure que l'abrasion progresse, la cavité pulpaire commune se remplit elle aussi de dentine pendant que la pulpe se retire dans les racines également constituées de dentine.

Lorsque l'abrasion a atteint son maximum, la pulpe s'est retirée des racines et le canal dentaire se ferme. A partir de ce moment, la surface externe de la racine montre distinctement un effet de corrosion. La résorption de la dentine a commencé et la phase finale de ce phénomène s'extériorise par la disparition des racines, alors que d'un autre côté l'abrasion a raccourci la couronne jusqu'à la base des lames. Par le concours de ces deux agents, l'un mécanique, l'autre physiologique, la partie usée de la molaire s'effrite, se casse, se sépare du restant de la dent et est arrachée de la gencive au cours de la mastication. Il en résulte que la partie éjectée de la molaire est morte alors que la partie postérieure de la molaire se trouve dans un stade au cours duquel les racines se forment.

Lorsque le plan d'abrasion a abaissé jusqu'à la base de la lame, les figures formées par l'émail sur la surface triturante de la molaire se transforment. En effet la dentine remplissant l'ancienne cavité pulpaire ne sera dorénavant plus enveloppée par l'émail mais on l'observera limitant tout autour des îlots de cément pour finalement disparaître de pair avec ce dernier (cf. fig. 3 et 4 et Pl. III).

A PROPOS DU MÉCANISME DE REMPLACEMENT DES MOLAIRES.

Dans la bibliographie étendue que nous avons consultée, nous n'avons pas trouvé l'explication du mécanisme règlant le remplacement des molaires des *Proboscidea*. Si la plupart des auteurs ne négligent pas de rappeler que le remplacement des molaires a lieu d'arrière vers l'avant, ils n'approfondissent pas la question à savoir comment, chez *Loxodonta* et *Elephas*, les molaires sont amenées à se déplacer dans la gouttière alvéolaire.

O. AICHEL (1918) est le seul auteur de ce siècle qui n'admet pas la version suivant laquelle le remplacement des molaires a lieu selon un processus de déplacement. Il est d'avis que la mandibule se raccourcit dans sa partie antérieure et qu'au cours de la croissance, elle s'allonge vers l'arrière, de sorte que vers l'avant, après la chute de molaires, les anciennes alvéoles sont résorbées et que vers l'arrière, de par l'allongement de la mandibule, il se crée de la place où les nouvelles molaires peuvent se développer successivement. Ce point de vue est adopté également par B. HEUVELMANS (1941-42-43) qui constate que l'hypothèse de R. OWEN (1840-42) suivant laquelle la nouvelle dent repousse la dent usée vers l'avant reste en défaut pour expliquer comment la dernière molaire de la série (M^3_3) gagne sa place dans la gouttière alvéolaire sans être poussée par une dent postérieure.

Le point culminant dans l'exposé d'O. AICHEL relatif à la croissance et à la résorption continues de la mandibule consiste à superposer 5 crânes d'Eléphant d'Asie d'âge différent dans un croquis avec comme centre de la figure le point antérieur de l'arcade malaire. En interprétant cette figure, il y a lieu d'admettre qu'au cours de la croissance ontogénique le crâne

gagne en volume suivant les quatre dimensions et que la mandibule en s'allongeant vers l'arrière crée successivement de la place pour les quatre molaires restantes, sans qu'il soit nécessaire de supposer un déplacement des molaires vers la partie antérieure de la mandibule qui, sur la figure d'O. AICHEL, se trouve résorbée. Nous faisons toutefois remarquer que

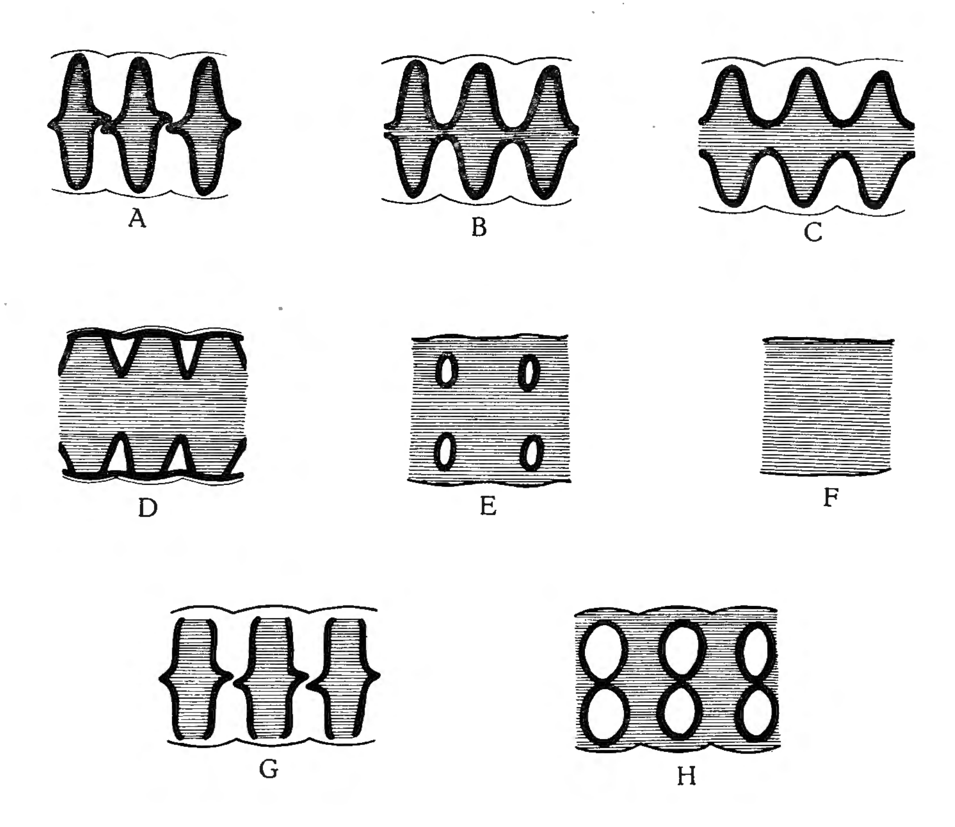


Fig. 4. — Plan d'abrasion d'une molaire. Passage de la couronne (A) à la racine (F). A : aspect normal; B et C : abrasion très avancée; D et E : derniers stades (formation d'ilots de dentine); G : variation de A; H : variation de E. Noir : émail; blanc : cément; trait : dentine.

l'accroissement en volume du crâne rayonne au départ du foramen magnum et que si l'on se réfère aux 5 crânes dont il est question plus haut, en prenant soin de superposer le bord inférieur des trous occipitaux, la croissance du crâne n'a lieu que d'après 3 directions avec le résultat que les molaires se remplacent in situ. En d'autres termes, les molaires usées

doivent être remplacées par de nouvelles formées dans la partie ascendante de la mandibule. Nous sommes par conséquent amenés à expliquer par quel mécanisme la dernière molaire arrive à remplacer la précédente.

MÉCANISME RÉGLANT LE DÉPLACEMENT DES MOLAIRES.

A. — Dans la mandibule.

Nous avons été forcés d'ouvrir trois mandibules spécialement choisies appartenant à des individus d'âge différent pour reconnaître la position des molaires

1. une mandibule avec m_3 et m_4 en fonction et M_1 en croissance;

2. une mandibule avec m_4 en fonction et M_1 en croissance;

3. une mandibule sectionnée transversalement avec M_3 en partie en fonction et en partie croissant.

Les conclusions qui ont pu être tirées de cet ensemble de situations sont les suivantes :

1°) La m_3 avec une couronne faiblement usée pouvait être arrachée de son alvéole; elle présente deux racines larges assez longues, pratiquement fermées et recourbées en crochets vers l'arrière. L'espace entre les racines est complètement rempli de tissus osseux spongieux. La couronne montre postérieurement une empreinte distincte dans laquelle l'avant de la couronne de la molaire m_4 s'emboîte. Cette dernière présente un commencement d'usure là où les trois premières rides d'émail ont apparu. Les lames suivantes deviennent progressivement plus courtes et leur orientation est nettement visible vu de côté. Il y a huit lames et les premières sont distinctement plus longues que celles de m_3. Certaines lames n'ont pas encore atteint la partie antérieure de la branche ascendante de la mandibule de sorte qu'il est impossible d'arracher la m_4 de son alvéole. Cette mandibule est très intéressante du fait qu'une m_3 est en fonction, qu'une m_4 n'a pas encore terminé sa croissance, alors qu'une M_1 se trouve dans les premières phases de son développement (fig. 5).

Cette dernière se forme dans la branche ascendante de la mandibule dans une sorte de sac dentaire dont la paroi externe très mince est faite d'une matière osseuse très spongieuse. En enlevant cette paroi nous avons trouvé les lames, in situ, plus ou moins parallèles à la base de la branche horizontale de la mandibule. Nous notons que cette particularité fut également observée pour l'Eléphant d'Asie par J. CORSE, en 1799, par Eu. SEIFERLE, en 1938, et par R. N. WEGNER, plus récemment (1951). Cependant l'auteur, cité en dernier lieu, nomme le sac dentaire *processus cucullaris mandibulae* et émet l'hypothèse que sa seule fonction consiste à

servir de cale pour empêcher la dernière molaire à se glisser vers l'arrière sous l'effet de la trituration. En fait les lames se trouvent pratiquement orientées perpendiculairement à celles de la molaire m_4. Après les avoir enlevées une à une, nous avons trouvé que la lame inférieure est la plus longue et celle du dessus la plus courte. La plus longue présente en outre du côté antérieur de la base une lamelle vestigiale qui répond vraisemblablement au « talon » des paléontologues. Il est à remarquer que la première (la plus longue) lame est vue de profil assez bien concave et que son sommet touche le devant de la base du processus coronoïde en os dur. La

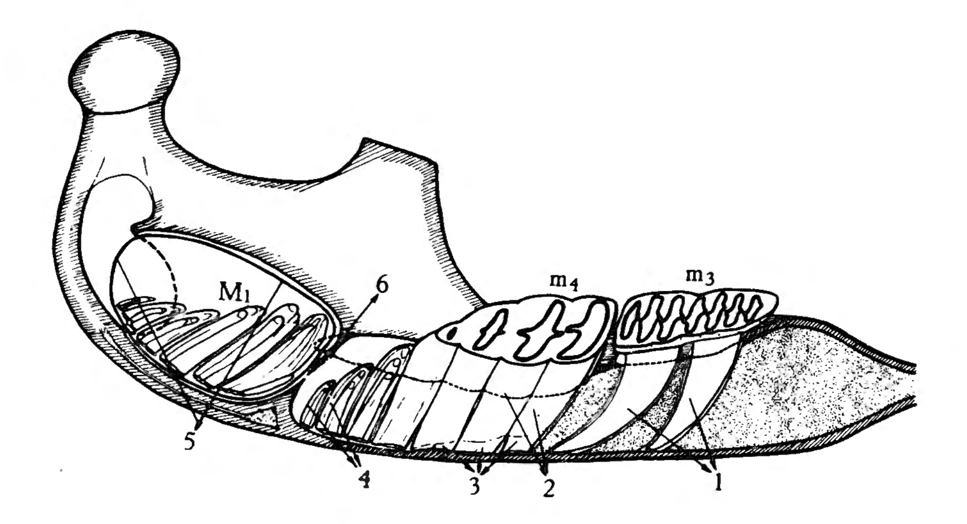


Fig. 5. — Branche gauche de la mandibule d'un jeune Eléphant d'Afrique *(Loxodonta africana)* : 1. racines en forme de crochet (m_3); 2. lames soudées entre elles (m_4); 3. formation de racines; 4. les plus jeunes lames de m_4 sont libres; 5. sac dentaire avec lames de M_1 toutes libres; 6. septum transversum. Pointillé : os spongieux; trait : os dur.

deuxième lame, qui est plus courte que la première prend, comme d'ailleurs les lames suivantes, une forme légèrement convexe et montre en outre une crête médio- longitudinale qui est seulement développée sur le devant des lamelles (comme c'est d'ailleurs aussi le cas dans les molaires m_3 et m_4).

En nous basant sur la longueur des lames en croissance, il y a lieu d'admettre que le fût de M_1 est beaucoup plus grand que l'épaisseur de la branche horizontale de la mandibule et que par conséquent cette dernière doit

encore sensiblement croître en volume pour laisser le passage à la molaire M_1.

De l'orientation des lames de M_1, il ressort distinctement que lors de la progression de la dent dans la gouttière alvéolaire les lames sont forcées d'exécuter un mouvement rotatoire avoisinant les 90°. Il n'est pas question que cette rotation soit exécutée par la molaire entière. Elle se déroule suivant le type éventail, en d'autres termes, si les couronnes des lames se déplacent peu, il n'en est pas de même pour les bases. Ce qui est réalisable aussi longtemps que les lames ne sont pas encore soudées l'une à l'autre. D'ailleurs aussi longtemps que la rotation n'a pas encore eu lieu, le cément n'est pas encore déposé. La rotation est un mécanisme qui est déclenché dès que la mandibule a le volume requis pour permettre à la première lame de se glisser sous la base du processus coronoïde (Pl. IV).

2°) Quand la branche horizontale de la mandibule est sectionnée suivant la transversale, nous constatons que les parois sont faites d'os dur mais qu'elles n'ont qu'une épaisseur de 2 à 4 mm (au maximum 6 mm) même chez les mandibules les plus grosses et que la gouttière alvéolaire de la mandibule est remplie d'un tissu osseux friable et d'aspect spongieux. Ce tissu moule la molaire et les racines et il est clair qu'il est prédestiné à être résorbé dans un laps de temps relativement court. Il n'y a donc pas d'alvéole proprement dite et le septum transversum, qui sépare deux molaires consécutives, consistant lui aussi en cette matière osseuse spongieuse, n'a qu'une existence éphémère.

Lorsque les deux-trois premières lames ont acquis leur position redressée, la cémentation a lieu à partir de la base, la cavité pulpaire commune se forme et les premières racines apparaissent comme des crampons dirigés vers l'arrière. En s'allongeant, ces racines finissent pas s'appuyer sur la paroi interne inférieure de la mandibule. Il est clair qu'en prenant appui sur l'os dur de la mandibule et en s'allongeant, elles ont pour rôle de pousser la partie antérieure de la molaire vers l'avant et le haut (Pl. V).

3°) Attendu que la nouvelle molaire (présentant une petite surface triturante) ne participe à la mastication que par sa partie antérieure, où précisément les tissus dentaires sont morts, la partie postérieure de la molaire est encore en pleine croissance. Une molaire mandibulaire en fonction présente, in situ, l'aspect suivant :

a) la partie antérieure est composée de lames abrasées jusqu'à la base et montrant des racines, inclinées vers l'arrière, dont la surface présente tous les indices d'un phénomène de résorption en cours;

b) dans la partie médiane, les lames sont abrasées jusqu'à la mi-hauteur, les cavités pulpaires laminaires et communes sont entièrement colmatées de dentine; les racines courbées vers l'arrière sont très longues et prennent appui sur la paroi interne inférieure de la mandibule;

c) la partie postérieure de cette molaire se compose de lames peu abrasées; les cavités pulpaires laminaires et communes sont partiellement colmatées; les racines courbées vers l'arrière sont courtes mais elles prennent également appui sur la paroi interne inférieure de la mandibule.

Conclusion. — Le remplacement dentaire pour la mandibule se fait suivant le processus suivant :

1) la molaire se meurt progressivement d'avant vers l'arrière;

2) les tissus dentaires se meurent dès le remplissage de la cavité pulpaire avec de la dentine et dès la formation des racines;

3) les racines sont toujours orientées vers l'arrière et prennent appui sur la paroi interne inférieure de la mandibule (Pl. V);

4) par l'allongement des racines et par la poussée subie, résultant de la croissance de la dent de remplacement suivante, la molaire, encore en partie vivante et de forme plastique, est poussée vers l'avant; cette progression est facilitée par la constitution particulière de l'os de remplissage de la gouttière alvéolaire qui permet une résorption et réfection rapides;

5) lorsque les premières lames sont entièrement abrasées, les racines sont résorbées progressivement, ce qui facilitera la cassure et l'éjection de cette partie de la molaire qui ne présente plus d'utilité;

6) le mécanisme de progression relatif à la dernière molaire (M_3) est uniquement basé sur la poussée résultant de la croissance de ses racines. Celles-ci sont d'ailleurs remarquablement longues. Lorsque toute la dent est morte, les racines postérieures ne s'allongent plus, les racines antérieures sont résorbées et les lames sont usées jusqu'à la base. Mais il ne se produit pas de cassure ni d'éjection des parties usées par suite du manque de poussée résultant de la croissance d'une nouvelle dent. Il en résulte que la dernière molaire (M_3) peut devenir tellement mince et la surface triturante si irrégulière qu'elle n'est plus à même d'écraser convenablement la nourriture (Pl. VI).

B. — Les molaires du maxillaire.

Pour autant que nos observations permettent de conclure, le mécanisme de remplacement des molaires dans la mâchoire supérieure est le même que celui décrit pour la mandibule avec cette restriction toutefois que les racines postérieures sont orientées vers l'arrière et les antérieures (fait également observé par A. ANTHONY et M. FRIANT, 1941) vers le bas et l'avant. L'explication en est la suivante :

La mandibule est attachée au crâne grâce aux ligaments articulaires des condyles et aux muscles temporaux dont les surfaces d'insertion sont, d'un côté, la large fosse temporale et, de l'autre, le processus coronoïde de

la mandibule. Il se fait que la mandibule est pour ainsi dire suspendue dans le muscle temporal comme dans un bandage de type « grande écharpe » et quelle peut effectuer des mouvements oscillatoires vers l'avant, grâce à la contraction combinée du *m. masseter superficialis* et du *m. pterygoideus* et, vers l'arrière, par l'action du *m. digastricus.*

La mastication des aliments comprend 3 phases distinctes :

1°) contraction du *musculus temporalis* (la nourriture est écrasée par le rapprochement des deux mâchoires);

2°) contraction des *m. masseter superficialis* et *m. pterygoideus* (la mandibule amenée vers l'avant triture la nourriture saisie entre les molaires);

3°) relâchement des trois muscles précités et, par la contraction du *m. digastricus,* la mandibule est ramenée dans sa position initiale, ce qui permet aux joues et à la langue de déplacer les aliments.

L'effet mécanique de la mastication est que, les molaires de la mandibule, grâce au mouvement oscillatoire de celle-ci, sont mobiles par rapport à celles implantées dans les maxillaires, et que les premières nommées subissent une résistance dirigée d'avant vers l'arrière tandis que celles se trouvant dans les maxillaires en supportent une orientée dans le sens opposé. Là-dessus les molaires réagissent en formant des racines dans la direction opposée à celle de la résistance, de sorte que toutes les racines des molaires logées dans la mandibule se trouveront orientées vers l'arrière et celles de la partie antérieure des molaires implantées dans la mâchoire supérieure, vers l'avant.

Grâce au mouvement oscillatoire exécuté par la mandibule au cours de la mastication, la surface triturante des molaires des maxillaires acquiert un profil convexe, et celle des molaires logées dans la mandibule un profil concave (cf. H. Chang, 1929). Cette particularité peut être mise à profit pour déterminer la position des molaires isolées (cf. A. Anthony et M. Friant, 1941).

Conclusions.

Le mécanisme réglant la progression des molaires dans le sillon alvéolaire chez les *Proboscidea* récents est le suivant :

Les deux premières molaires, notamment m^2_2 et m^3, se développent sur place dans deux alvéoles qui sont séparées par une cloison en os spongieux. Au début, les lamelles sont encore isolées, mais elles ne tarderont pas à se souder l'une à l'autre.

Suite à la mastication, la surface triturante montrera bientôt les replis d'émail, la cavité pulpaire se remplira progressivement de dentine et les racines ne tarderont pas à se former. Ces dernières ont une double fonction : 1°) soulever la molaire suivant la verticale pour que la couronne

puisse être abrasée jusqu'à la base des lamelles; 2°) résister à l'effet masticateur en s'orientant vers l'arrière et vers le bas dans la mandibule, vers l'avant et le haut dans les maxillaires. Quand la surface triturante s'est abaissée jusqu'à la base des lames, la pulpe, les nerfs et les vaisseaux sanguins se sont complètement retirés de la dent. Dans la phase suivante les racines sont progressivement résorbées, de sorte que la partie usée de la molaire devient caduque, se déchausse, se casse et sera expulsée.

Les autres molaires (m_4^4, M_1^1, M_2^2, M_3^3) se développent dans un sac dentaire spacieux situé dans la branche ascendante de la mandibule et dans la partie postéro-supérieure des maxillaires. Ce sac a une paroi constituée d'une mince couche d'os spongieux formé par le periodontium. La molaire en croissance consiste en lames séparées qui sont composées exclusivement d'émail et couvertes par le periodontium aussi longtemps que la molaire n'a pas quitté le sac dentaire. A ce stade, les lames ne sont pas immobiles. Dans l'ensemble la molaire en croissance est de forme plastique, ses lames ont une orientation légèrement différente l'une par rapport à l'autre et au cours de la progression, les bases des lames peuvent s'écarter davantage l'une de l'autre que les sommets. Il en résulte qu'au cours de la croissance et de la progression dans le sillon alvéolaire le grand axe de la molaire subit des torsions prononcées. Pour passer de la branche ascendante dans la branche horizontale de la mandibule (ou de l'arrière des maxillaires vers l'avant de ceux-ci), les lames doivent exécuter un mouvement de rotation en éventail. A ce stade, les lames antérieures sont les plus grandes, mais leur croissance ne sera terminée que lorsqu'elles ont acquis une position verticale. A ce moment, le periodontium dépose du cément sur la face externe de chaque lamelle, remplit, de cette même matière, les interstices entre les lames alors que la pulpe de son côté remplit la cavité pulpaire de dentine. Les premières lames sont soudées l'une à l'autre et au moment où la dent va percer la gencive, le periodontium se retire et la pulpe forme la racine qui, grâce à sa courbure spéciale, s'ancrera dans le tissu osseux spongieux qui est également un produit de ce periodontium.

Dans la mâchoire inférieure, les racines courbées vers l'arrière ont pour fonction de soulever le fût et de pousser la molaire vers l'avant. Au fur et à mesure que la surface triturante s'abaisse, les racines deviennent plus longues, de sorte que la couronne se maintiendra au-dessus de la gencive. Sous l'effet des lames d'émail en croissance dans la branche ascendante, mais aussi grâce à la poussée des racines, la molaire se déplace lentement vers l'avant dans le sillon alvéolaire où la progression est facilitée par la résorption et la formation sur nouveaux frais du tissu osseux spongieux. Dès que la dernière lamelle de la molaire a exécuté son mouvement de rotation en éventail, un nouveau sac dentaire se forme dans la branche ascendante de la mandibule.

Lorsque la dernière lame de la molaire M^3_3 a quitté le sac dentaire, donc quand la série de dents est épuisée, on peut observer que la place occupée par le sac dentaire est remplie par du tissu osseux spongieux. La M^3_3 avancera exclusivement grâce à la poussée des racines, et c'est précisément chez cette dent que les racines atteignent leur plus grand développement. Lorsque la surface triturante est abaissée jusqu'au niveau de la base des lames, la pulpe s'est retirée des racines de sorte que la dent devient un élément mort. La progression étant de ce fait terminée, la résorption des racines antérieures est une des causes pour lesquelles la dent ne tiendra plus solidement dans l'alvéole de faible profondeur, qu'il arrivera même qu'elle bascule et que sa surface triturante devienne très irrégulière. Nous notons ensuite que les molaires M^3 des maxillaires réussissent à se loger dans leur alvéole définitive grâce à la poussée des racines et à l'effet mécanique de la mastication. C'est d'ailleurs grâce à cet effet et au mode de suspension de la mandibule que la surface triturante des molaires logées dans les maxillaires est de profil convexe, et celle des molaires dans la mandibule de profil concave.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

AICHEL, O.

1918. *Kausale Studie zum ontogenetischen und phylogenetischen Geschehen am Kiefer unter besonderer Berücksichtigung von Elephas und Manatus.* (Abh. Akad. Wiss. Berlin, n° 3, pp. 1-109.)

ANDREWS, C.

1929. *On the evolution of Proboscidea.* (Phil. Trans. Roy. Soc. London (B), vol. 196, pp. 98-118.)

ANTHONY, R.

1931. *Vestiges de deux remplacements successifs de la 3e molaire de lait chez l'Elephant d'Asie, Elephas indicus Cuv.* (Proc. Zool. Soc. London, p. 723.)

1933. *Recherche sur les incisives supérieures des Elephantidae actuels et fossiles.* (Arch. Mus. Hist. Nat. (6); vol. 10, pp. 61-124.)

ANTHONY, R. et FRIANT, M.

1941. *Introduction à la connaissance de la dentition des Proboscidiens.* (Rennes.)

ANTHONY, R. et PROUTEAUX, M.

1929. *Etude d'un crâne d'Elephant d'Afrique (Loxodonta africana Blum.), à quatre incisives supérieures.* (Arch. du Museum Nat. d'Hist. Nat., Paris.)

CHANG, H.

1929. *Die Funktion des Kauapparates bei den Proboscidiern.* (Palaeobiologica, Bd. II, pp. 34-38.)

CORSE, J.

1799. *Observations on the Manners, Habits and Natural History of the Elephant.* (Phil. Transact. Roy. Soc. London.)

DIETRICH, W. O.
1951. *Daten zu den Fossilen Elefanten Afrikas.* (Neues Jahrb., Geol. Paläont. Bd. 93.)
1958. *Ueber den Aufbau der Lamellen von Mammut-Molaren.* (Zeitschr. f. Saüget. Bd. 23.)

DRIAK, FR.
1934. *Beitrag zur Kenntnis der Elefantenmolaren.* (Geg. Morph. Jahrb., Bd. 73.)

EALES, N. B.
1926. *The Anatomy of the head of a foetal African Elephant, Loxodonta africana.* (Transact. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. XIV, pt. III, pp. 491-546.)

FLOWER, W. H. et LYDEKKER, R.
1891. *An introduction to the study of mammals.* (London.)

FRADE, F.
1955. *Traité de Zoologie, Tome XVII, Mammifères.* (Publié sous la direction de Pierre-P. Grassé, pp. 715-875.)

HEUVELMANS, B.
1941-42-43. *Notes sur la dentition des Siréniens.* (Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg., T. XVII, n° 21, 26, 53; T. XVIII, n° 3; T. XIX, n° 29.)

MORRISON-SCOTT, T. C. S.
1939. *Naturally shed Elephant molars.* (Proc. Linn. Soc. London, 1936-1937, 40.)
1939. *On the occurrence of a presumed first milk molar in African Elephants.* (Proc. Zool. Soc. London B., 108, p. 711.)
1947. *A Revision of our Knowledge of African Elephant's Teeth, with notes on Forest and « Pygmy » Elephants.* (Bull. British Museum Natural History.)

OSBORN, H.
1936-1942. *The Proboscidea.* (2 vol. New York.)

OWEN, R.
1845. *Odontography.* (London.)

PERRY, J. S.
1953. *The reproduction of the African Elephant, Loxodonta africana.* (Phil. Transact. Roy. London, ser. B; Biol. sc., n° 643, vol. 237, pp. 99-149.)

POCOCK, R. I.
1943. *Notes on the Asiatic Elephants.* (Ann. Mag. Nat. Hist., 10, p. 273.)

SCHAUB, S.
1948. *Das Gebiss der Elefanten.* (Verh. Naturf. Gesellsch. Basel, Bd. 69.)

SEIFERLE, EU.
1938. *Ueber das Backzahngebiss des Elefanten.* (Asiat. Anz., Bd. 86, n° 5/7.)

STEFANESCU, S.
1922. *Sur l'importance pratique et phylogénétique du talon antérieur (Ta) des molaires des Mastodontes et des Eléphants.* (C. R. Acad. Science, Paris, 174, 230.)
1924. *Sur le mécanisme de l'expulsion des molaires inférieures des Mastodontes et des Eléphants.* (C. R. Acad. Sc. Paris, 178, 1486.)

WEBER, M.
1928. *Die Säugetiere.* (Jena.)

WEGNER, R. N.
1951. *Der Tütenfortsatz beim Elefanten, den Sirenen, Rhinozerotiden und Suiden.* (Anat. Anz., 98 Bd, pp. 66-82.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

EXPLICATIONS DES PLANCHES.

Planche I. — Jeune lame de molaire d'Eléphant d'Afrique *(Loxodonta)* montrant trois colonnes (Gr. 3/1).

Planche II. — Plan d'abrasion montrant les lames antérieures (haut) fortement attaquées d'une molaire d'Eléphant d'Afrique *(Loxodonta)* (Gr. 1/1).

Planche III. — Coupe horizontale de molaire (M_3) d'une molaire d'Eléphant d'Afrique *(Loxodonta)* (Gr. 1/1).

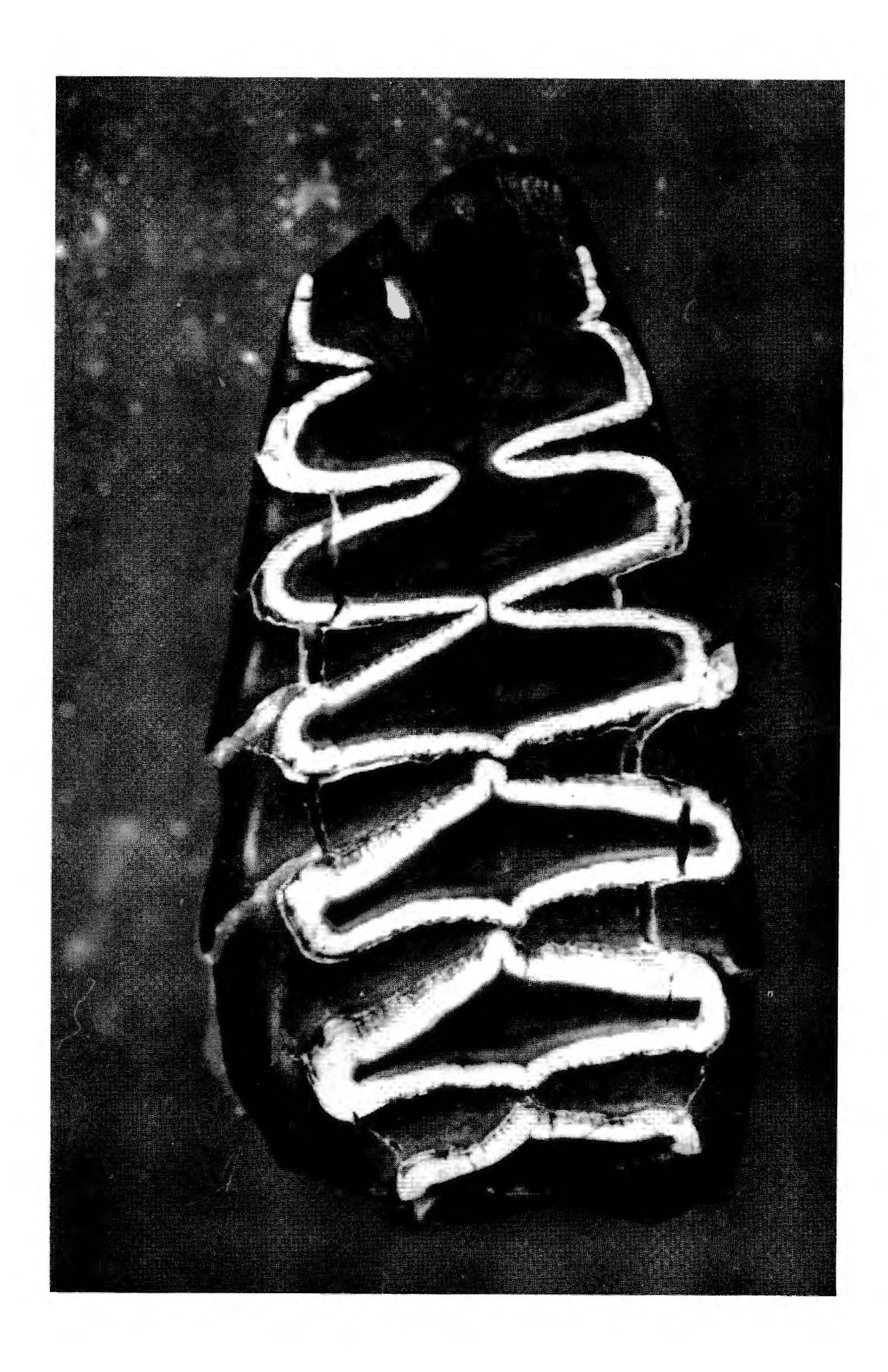
Planche IV. — Disposition des premières lames d'une molaire en croissance de *Loxodonta africana*. A remarquer l'inversion de la courbure des lames, l'épaisseur de la cloison alvéolaire et la nature de la matière osseuse de celle-ci, la formation de la cavité pulpaire commune, la cémentation des sommets des lames antérieures, la très faible épaisseur de la paroi de la mandibule.

Planche V. — Orientation des racines d'une molaire dans la mandibule d'un Eléphant d'Afrique *(Loxodonta)*. L'os spongieux a été particulièrement enlevé (Gr. 1/2).

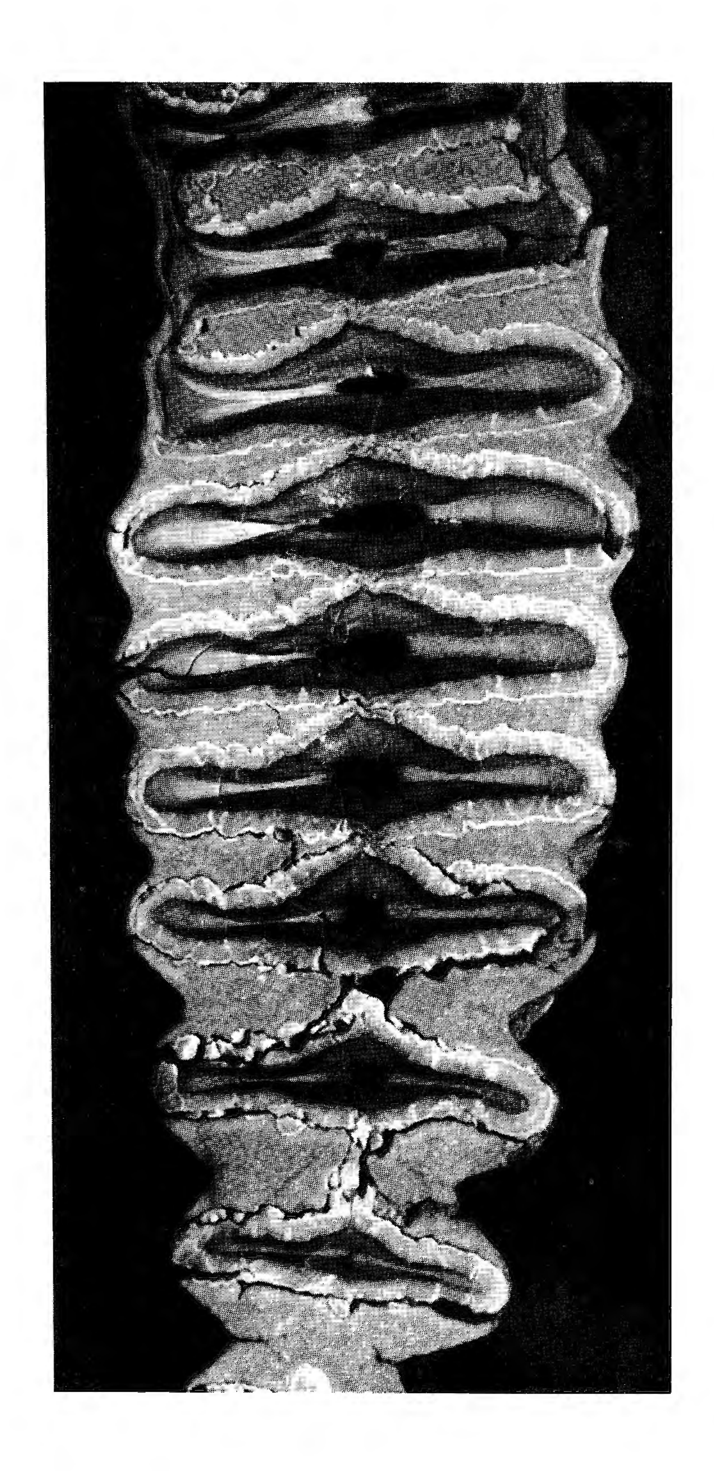
Planche VI. — Usure inégale de la dernière paire de molaires (M^3) de *Loxodonta africana;* alors que celle de gauche est complètement usée, celle de droite est non seulement entière et trop longue pour son alvéole, mais sa surface triturante est en outre très uniforme.



Rudolf VERHEYEN. — Sur la morphogenèse et le remplacement des molaires chez l'Eléphant d'Afrique (Loxodonta).



Rudolf VERHEYEN. — Sur la morphogenèse et le remplacement des molaires chez l'Eléphant d'Afrique (Loxodonta).



Rudolf VERHEYEN. — Sur la morphogenèse et le remplacement des molaires chez l'Eléphant d'Afrique (Loxodonta).

Inst. Roy. Sc. Nat. Belg. — Bull. T. XXXVI, N° 49, 1960.
Kon. Bel. Inst. Natuurw. — Meded. D. XXXVI, Nr 49, 1960.

Pl. IV



Rudolf VERHEYEN. — Sur la morphogenèse et le remplacement des molaires chez l'Eléphant d'Afrique (Loxodonta).

Inst. Roy. Sc. Nat. Belg. — Bull. T. XXXVI, N° 49, 1960. Pl. V
Kon. Bel. Inst. Natuurw. — Meded. D. XXXVI, Nr 49, 1960.



Rudolf VERHEYEN. — Sur la morphogenèse et le remplacement des molaires chez l'Eléphant d'Afrique (Loxodonta).



Rudolf VERHEYEN. — Sur la morphogenèse et le remplacement des molaires chez l'Eléphant d'Afrique (Loxodonta).



AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, 21 rue de la Limite, Bruxelles-3